Cryptogamie, Mycol. 1991, 12 (3): 165-182

## L'ASCOCARPE DU *TUBER MELANOSPORUM* VITT. (TRUFFE NOIRE DU PÉRIGORD, DISCOMYCÈTES): STRUCTURE DE LA GLÈBE. II. LES VEINES STÉRILES

### A. PARGUEY-LEDUC<sup>(1)</sup>, M.C. JANEX-FAVRE<sup>(1)</sup> et C. MONTANT<sup>(2)</sup>

 (1) Laboratoire de Cryptogamie, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 7 Quai Saint-Bernard -75252 Paris Cedex 05.
(2) Laboratoire de Cryptogamie, Université Paul Sabatier, 118 Route de Narbonne 31602 Toulouse Cedex.

RÉSUMÉ - Les veines stériles de la glèbe du *Tuber melanosporum* Vitt. dérivent de la cavité du jeune ascocarpe apothécioïde. Elles sont constituées d'une palissade de paraphyses portée par une sous-palissade et productrice de filaments stériles anastomosés en réseau. Différent organites propres aux cellules des veines stériles sont dècrits (empilements de saccules, enclaves cytoplasmiques, mitochondries notamment).

ABSTRACT - Sterile veins of gleba derive from the cavity of the young apothecioid ascocarp. They comprise a palisade of paraphyses supported by an under-palisade and producing a network of sterile filaments. Various cytological peculiarities of sterile cells are reported (especially stacked cisternae, cytoplasmic compartments, mitochondria).

MOTS CLÉS : Tuber, ascocarpe, paraphyses, ultrastructure.

Afin de compléter l'étude de la glèbe, partie interne de l'ascocarpe du *Tuber melanosporum*, contenue à l'intérieur du péridium et composée de veines fertiles et stériles intriquées, nous présentons nos observations sur les veines stériles; celles relatives aux veines fertiles ont été rapportées dans une récente publication (Parguey-Leduc et al., 1990). Nous décrirons successivement l'origine, l'évolution et la structure des veines stériles et mentionnerons ensuite leurs caractéristiques cytologiques les plus notables.

Les précisions sur le matériel et les méthodes utilisés ayant été indiquées dans la première partie de ce travail, nous rappellerons seulément ici que les observations ont été effectuées en microscopie photonique (écrasements, coupes à la paraffine, coupes semi-fines) et en microscopie électronique à transmission (après double fixation glutaraldéhyde-tétroxyde d'osmium, inclusion dans la résine de Spurr, contraste par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb ou technique de Thiéry, 1967).



- Fig. 1-3. Origine et évolution des veines stériles. 1: cavité unique, ouverte, au stade apothécioïde; 2: individualisation des veines stériles; 3: multiplication des veines stériles. Echelle:  $10\mu m$  (Fig. 1),  $100 \ \mu m$  (Fig. 2 et 3).
- Fig. 1-3. Origin and evolution of sterile veins. 1: single open cavity at apothecioid stage; 2: individualized sterile veins; 3: more numerous sterile veins. Scale:  $10\mu m$  (Fig. 1),  $100\mu m$  (Fig. 2 and 3).



- Fig. 4 Emergence de deux veines stériles (flèches) au centre d'une écaille du péridium. Echelle: 20µm.
- Fig. 4 Opening of two sterile veins (arrows) in the center of a peridial scale. Scale:  $20\mu m$ .

# I - ORIGINE ET ÉVOLUTION DES VEINES STÉRILES

Les veines stériles de la glêbe dérivent de la cavité du très jeune ascocarpe au stade apothécioïde (Parguey-Leduc et al., 1985, 1989); celle-ci, primitivement ouverte à l'extérieur (Fig. 1) se ferme progressivement du fait que sa marge, fortement redressée, se développe en direction du centre jusqu'à former, par soudure, une voûte continue. D'abord unique, la cavité, désormais close, se fragmente en boyaux sinueux (Fig. 2) qui, sur les coupes d'ascocarpes frais, ont un aspect nacré. Ces boyaux se multiplient au cours de la croissance en volume de l'ascocarpe, devenu globuleux (Fig. 3): ils constituent ainsi les veines stériles, sinueuses et ramifiées, entre lesquelles les veines fertiles, contenant l'appareil sporophytique, puis les asques, sont étroitement moulées. Certaines veines stériles se développent jusqu'aux écailles du péridium, qu'elles percent, et entrent de ce fait en relation avec l'extérieur (Fig. 4). Lorsque l'ascocarpe arrive à maturité les veines stériles sont comprimées par la masse des asques, formés en très grand nombre; elles apparaissent alors sous forme de cordons étroits grisâtres.

## **II - STRUCTURE DES VEINES STÉRILES**

Au sein de la glèbe d'un jeune ascocarpe globuleux, les veines stériles (vs, Fig. 5) s'opposent très nettement, sur les coupes, aux veines fertiles (vf); elles apparaissent en effet plus claires et constituées d'éléments plus régulièrement ordonnés. Les veines stériles se composent de trois parties emboîtées qui sont, en partant d'une veine fertile (Fig. 5 et Fig. 6):

- la sous-palissade (spd), en continuité avec les filaments de la veine stérile, formée de cellules uninucléées, arrondies en coupe, intimement réunies par un ciment;

- la palissade (pd) de paraphyses: régulièrement disposées parallèlement entre elles, celles-ci sont étroitement serrées les unes contre les autres à la base; elles s'individualisent plus nettement dans leur partie moyenne, où certaines se ramifient par bifurcation (Fig. 6 et Fig. 7), ce qui permet la croissance des veines; leurs extrémités libres sont noyées dans un mucilage (mu). Les cellules des paraphyses sont généralement binucléées, leurs deux noyaux se localisant souvent au niveau des bifurcations;

- des filaments stériles (f), occupant la partie axiale, plus claire, des veines stériles. Produits par la cellule distale de certaines paraphyses, dès le stade apothécioïde, ils sont constitués de cellules étroites et allongées, s'allongent en se ramifiant et s'anastomosant entre eux; il se forme ainsi un réseau lâche (Fig. 8), qui retient l'air entre ses mailles (d'où le nom de veine aérifère, souvent utilisé pour désigner les veines stériles, et l'aspect nacré caractéristique). A la constitution du réseau aérifère peuvent également participer des paraphyses qui s'allongent au-delà de la surface de la palissade en conservant leur calibre, supérieur à celui des autres éléments du réseau.

Après l'ouverture de veines stériles à la surface du péridium sont souvent visibles (Fig. 9A et 9B), entre les extrêmités libres des paraphyses et



- Fig. 5 Détail d'une portion d'ascocarpe. e: écaille du péridium; f: réseau de filaments stériles; pd: palissade de paraphyses; spd: sous-palissade; vf: veine fertile; vs: veine stérile. Echelle: 100μm.
- Fig. 5 Detail of a portion of an ascocarp. e: peridial scale; f: sterile filamentous network; pd: palisade of paraphyses; spd: under-palisade; vf: fertile vein; vs: sterile vein. Scale: 100μm.



- Fig. 6 Détail d'une veine stérile (dessin réalisé à partir d'une micrographie électronique). f: filament stérile du réseau; mu: mucilage; pd: paraphyse; spd: sous-palissade. Echelle: 1µm
- Fig. 6 Detail of a sterile vein (graphs drawn from an electron-microscope plate). f: thread of the sterile network; *mu*: mucilage; *pd*: paraphysis; *spd*: underpalisade. Scale:  $1\mu m$ .



- Fig. 7 Détail d'une veine stérile (microscopie électronique). La flèche épaisse indique un empilement de saccules, la flèche minee le passage d'une mitochondrie par un pore septal, et les étoiles des enclaves cytoplasmiques. Contraste par acétate d'uranyle et citrate de plomb. Echelle:  $2\mu m$ .
- Fig. 7 Detail of a sterile vein (electron microscope). The thick arrow points to stacked cisternae, the thin arrow indicates ■ mitochondrion engaged in a septal pore and stars two cytoplasmic compartments. Contrast with uranyl acetate and lead citrate. Scale: 2µm.



- Fig. 8 Détail de la formation du réseau stérile (f) à partir de l'extrémité de paraphyses (pd). Echelle:  $5\mu m$ .
- Fig. 8 Detail of the formation of the sterile network (f) from the apical cell of paraphyses (pd). Scale:  $5\mu$ m.
- Fig. 9 Localisation de bactéries dans une veine stérile (microscopie électronique). b: bactérie; mu: mucilage. Contraste par acétate d'uranyle et citrate de plomb. Echelle: 2μm (Fig. 9A); 1μm (Fig. 9B).
- Fig. 9 Bacteria within a sterile vein (electron microscope). b: bacteria; mu: mucilage. Contrast with uranyl acetate and lead citrate. Scale:  $2\mu$ m (Fig. 9A);  $1\mu$ m (Fig. 9B).



dans les mailles du réseau, des bactéries (b) qui ont pénétré dans l'ascocarpe et sont retenues dans des poches creusées dans le mucilage (mu).

## **III - PARTICULARITÉS ULTRASTRUCTURALES**

Les cellules constitutives des veines stériles (dans la sous-palissade comme dans la palissade et dans le réseau) présentent de manière constante des organites ou formations qu'on ne retrouve pas en revanche avec les mêmes caractères dans les autres parties de l'ascocarpe, ni même de façon régulière chez les Ascomycètes. Bien visibles sur la micrographie de la palissade présentée figure 7, ce sont notamment: des empilements de saccules (flèche épaisse) et des enclaves à contenu d'abord clair aux électrons, puis de plus en plus sombre (étoiles) ainsi que divers autres organites et des formations septales.

#### 1) Empilement de saccules et enclaves

Dans les trois couches composant les veines stériles (Fig. 10, A à D), la plupart des cellules contiennent un empilement de saccules aplatis dont la structure évoque soit un dictyosome, soit des nappes de réticulum endoplasmique lisse. Unique dans chaque cellule, l'empilement comporte des saccules en nombre variable (généralement une dizaine à une trentaine, voire plus); régulièrement et étroitement superposés, ces saccules s'écartent seulement légèrement à chaque extrémité, région où ils sont faiblement dilatés en ampoules. De petites vésicules sont parfois visibles en périphérie (Fig. 10B). Saccules et vésicules ne réagissent pas au test de Thiéry (Fig. 10A et 10C), leur contenu apparaît toujours relativement clair.

Ces formations ont une localisation variée dans les cellules, parfois remarquablement proche du noyau (Fig. 10A) ou de la paroi cellulaire (Fig. 10D): dans ce dernier cas, des vésicules sont visibles dans l'espace périplasmique, contribuant vraisemblablement à l'élaboration de la paroi et du ciment intercellulaire.

Une autre fonction peut être attribuée aux saccules endoplasmiques des empilements: il s'agit de la formation d'enclaves cytoplasmiques. Pour cela, un saccule limitant de l'empilement se détache progressivement de celui-ci (Fig. 11B); il s'incurve vers le cytoplasme jusqu'à se refermer sur lui-même en englobant une portion approximativement sphérique de ce dernier. D'abord clair et finement granuleux, le contenu de ces enclaves subit à l'intérieur du saccule limitant une évolution qui se manifeste par une densité croissante aux électrons (de 1 à 3, Fig. 11A et Fig. 11C). Après leur individualisation, les enclaves s'éloignent de l'empilement de saccules générateur et se répartissent dans tout le volume de la cellule.

Les empilements de saccules endoplasmiques et les enclaves qui peuvent en dériver n'ont été observés, chez le *Tuber melanosporum*, que dans les veines stériles. Leur seul aspect ultrastructural ne permet pas de les rattacher de façon certaine au réticulum endoplasmique ou à l'appareil de Golgi dont ils pourraient cependant avoir la fonction sécrétrice (Dargent et al., 1982). Des formations cytoplasmiques comparables ont été décrites chez d'autres Ascomycètes et leur interprétation diffère selon les auteurs.

Les dictyosomes bien caractérisés, décrits pour la première fois chez un Ascomycète par Moore & Mc Alear (1963), sont des empilements de saccules environnés de vésicules et présentant une polarité nette: celle-ci se manifeste par exemple par une dilatation croissante des saccules de la face interne vers la face externe. Les formations observées chez le *T. melanosporum* sont dépourvues de polarité: leurs saccules sont longs, étroitement superposés et d'épaisseur régulière; peu de vésicules sont visibles à leur périphérie.

Le réticulum endoplasmique comporte, chez les Ascomycètes, des vésicules et saccules habituellement dispersés dans le cytoplasme. Des empilements de ces saccules ont toutefois été observés, par exemple dans des asques (Schrantz, 1965; Delay, 1966; Furtado, 1971), des ascospores (Schrantz, 1971) et également dans des paraphyses (Schrantz, 1979). Dans ce dernier cas, relatif à un Discomycète, l'Anthracobia maurilabra, les empilements observés dans l'article terminal des paraphyses ont les mêmes caractères ultrastructuraux que ceux du *T. melanosporum*: empilements épais et denses, saccules longs, tous semblables et régulièrement superposés dans leur partie moyenne mais pouvant, à partir de leur extrémité et sur chacune des faces de l'empilement, s'incurver dans le cytoplasme. Pour Schrantz, ces saccules jouent un rôle dans l'édification des parois, sans être toutefois de véritables dictyosomes. La fonction de compartimentation du cytoplasme, que nous avons décrite chez le *T. melanosporum* n'a pas été, à notre connaissance, signalée chez d'autres Ascomycètes.

## 2) Autres organites

Nous mentionnerons, en raison de leurs caractères particuliers ou de leur abondance (Fig. 12), les mitochondries (m) en forme de haltère ou de selle, forme peu courante chez les Ascomycètes (Delay, 1966; Schrantz, 1971; Campbell, 1973), les lomasomes (lo) et des vacuoles (v) à contenu figuré.

### 3) Les septums

Ils sont perforés en leur centre et toujours accompagnés de corps de Woronin, totalement opaques aux électrons et réactifs au test de Thiéry. Leur pore peut demeurer ouvert, permettant ainsi le transfert de divers organites (noyau; mitochondrie - Fig. 7, flèche mince; corps de Woronin -Fig. 13A) d'une cellule vers sa voisine. Il peut également être obturé par une formation dense aux électrons, après contraste classique ou test de Thiéry; celle-ci est tantôt lenticulaire (Fig. 13B), tantôt formée de deux parties symétriques tronconiques appliquées l'une contre l'autre par leur plus petite face (Fig. 13C).

Dans une étude minutieuse des septums des Pézizales, Curry & Kimbrough (1983) ont distingué, pour les cellules stériles des Ascomycètes, deux types septaux: le type *Neurospora*, à bouchon opaque aux électrons formé de deux parties symétriques, et le type *Peziza*, où une structure lamellaire est présente dans le pore. Ce second type semble caractériser les



- Fig. 10 Détail de cellules des veines stériles montrant les empilements de saccules (microscopie électronique). A: cellule de la sous-palissade; B: cellule de paraphyse; C et D: cellules du réseau. Technique de Thiéry: A et C; contraste par acétate d'uranyle et citrate de plomb: B et D. Echelle: 0,5μm (Fig. 10 A, B et C); 0,25μm (Fig. 10 D).
- Fig. 10 Detail of cells in sterile veins showing stacked cisternae (electron microscope). A: cell of the under-palisade; B: cell of paraphysis; C and D: cells of the network. Thiéry's test (A and C); contrast with uranyl acetate and lead citrate (B and D). Scale: 0.5µm (Fig. 10A, B and C); 0.25µm (Fig. 10 D).
- Fig. 11 Détail de paraphyses montrant les enclaves cytoplasmiques (microscopie électronique). A: paraphyses, de 1 à 3: évolution des enclaves; B: les saccules limitant l'empilement s'en détachent pour former une jeune enclave; C: enclaves au stade final. Contraste par acétate d'uranyle et citrate de plomb. Echelle:  $2\mu m$  (Fig. 11A);  $0.5\mu m$  (Fig. 11B);  $1\mu m$ : (Fig. 11C).



Fig. 11 - Detail of paraphyses showing cytoplasmic compartments (electron microscope). A: paraphyses, from 1 to 3: evolution of compartments; B: limiting cisternae of the stack detach to delimit a young compartment; C: compartment at final stage. Contrast with uranyl acetate and lead citrate. Scale:  $2\mu m$  (Fig. 11A);  $0.5\mu m$  (Fig. 11B);  $1\mu m$  (Fig. 11C).

![](_page_13_Picture_1.jpeg)

- Fig. 12 Détail de paraphyses montrant divers organites (microscopie électronique). *lo:* lomasome; *m:* mitochondrie; *v:* vacuole. Contraste par acétate d'uranyle et citrate de plomb. Echelle:  $1\mu m$ .
- Fig. 12 Detail of paraphyses showing various organelles (electron microscope). lo: lomasome; m: mitochondrion; v: vacuole. Contrast with uranyl acetate and lead citrate. Scale: 1μm.
- Fig. 13 Détail de septums de paraphyses (microscopie électronique). A: pore ouvert; B et C: pores obturés par des formations denses aux électrons. Contraste par acétate d'uranyle et citrate de plomb: C; technique de Thiéry: A et B. Echelle:  $0.5\mu$ m.
- Fig. 13 Detail of septal structures in paraphyses (electron microscope). A: open pore; C and D: pores plugged by electron-opaque bodies. Contrast with uranyl acetate and lead citrate: C; Thiéry's test: A and B. Scale: 0.5µm.

![](_page_14_Picture_1.jpeg)

Pézizales (Kimbrough & Curry, 1985, 1986a et b), tandis que le premier serait fondamentalement propre aux Pyrénomycètes et Deutéromycètes (Curry & Kimbrough, 1983).

En ce qui concerne le *T. melanosporum*, les septums de ses hyphes stériles, lorsqu'ils ne demeurent pas ouverts permettant le passage d'organites entre deux cellules voisines, se rattachent au type *Neurospora*; il en est de même de ceux du *Tuber magnatum*, selon les micrographies de Scannerini (1968). En revanche, chez une autre Tubérale, du genre *Terfezia*, nous avons observé des septums du type *Peziza* (Janex-Favre et al., 1988). Ainsi, la corrélation entre type septal des éléments stériles et position systématique, établie par Curry et Kimbrough pour les Pézizales, ne semble pas pouvoir être confirmée chez les Tubérales.

#### CONCLUSION

Comme nous l'avons déjà fait remarquer dans la première partie de ce travail. une des caractéristiques essentielles de l'ascocarpe du *T. melanosporum* réside dans la dissociation, au sein de la glèbe, des éléments fertiles et stériles qui, de ce fait, ne constituent pas un hyménium, comme chez les autres Eu-Ascomycètes. En effet, l'appareil sporophytique et les asques sont localisés dans les veines fertiles, tandis que les paraphyses tapissent la cavité des veines stériles.

Une autre particularité notable du *T. melanosporum* concerne les paraphyses. Selon la règle, celles-ci sont disposées parallèlement entre elles, en palissade, mais au lieu d'être libres, leurs extrémités produisent des filaments réunis en un réseau; ce dernier n'a pas d'équivalent chez les autres Eu-Ascomycètes: son mode de formation exclut en effet qu'on le rattache au réseau paraphysoïde ou aux pseudo-paraphyses qui peuvent être présents dans la cavité d'un ascocarpe classique (Chadefaud, 1960, 1982).

Enfin, au point de vue cytologique, les différentes catégories de cellules des veines stériles montrent, à l'échelle ultrastructurale, des caractères originaux, en particulier la présence d'empilements de saccules dont la nature exacte est difficile à établir. Il semble toutefois que ces formations puissent être rattachées plutôt au système du réticulum endoplasmique qu'à l'appareil de Golgi, du fait du grand nombre de saccules constitutif, de la régularité de leur disposition, de leur longueur et de l'absence de réactivité de leurs membranes au test de Thiéry.

Ces nouvelles observations confortent l'idée, déjà plusieurs fois exprimée, que le *T. melanosporum*, ainsi probablement que l'ensemble du genre *Tuber*, doit être maintenu au sein des Discomycètes, dans un ordre distinct, celui des Tubérales. Cette position, rappelons-le, se fonde sur des arguments de divers ordres: structure et développement de l'ascocarpe (Parguey-Leduc et al., 1985, 1987a, 1989), particularités des asques (Janex-Favre & Parguey-Leduc, 1990), de l'ascosporogénèse et des ascospores (Parguey-Leduc et al., 1987b).

#### **Remerciements:**

Nous remercions B. Darchen (Station biologique des Eyzies), R. Gleize (Valréas) et M. Kulifaj (Université Paul Sabatier de Toulouse) qui nous ont aimablement procuré des échantillons de *T. melanosporum*, ainsi que M. Avnaim, J. Bidoux, C. Fournigault et N. Jampsin pour leur précieuse et amicale collaboration technique.

Avec le concours financier du Conseil Régional de Midi-Pyrénées (décision n° 86/005325/déc) auquel nous exprimons également nos remerciements.

#### **BIBLIOGRAPHIE**

- CAMPBELL R., 1973 Ultrastructure of Asci, Ascospores, and Spore Release in Lophodermella sulcigena (Rostr.) v. Höhn. Protoplasma 78: 69-80.
- CHADEFAUD M., 1960 Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In: M. Chadefaud & L. Emberger, Traité de Botanique Systématique, Tome I. Paris, Masson, XV + 1018p., 713 fig.
- CHADEFAUD M., 1982 Les principaux types d'ascocarpes, leur organisation et leur évolution. Cryptogamie, Mycol. 3: 1-9; 103-144; 199-235.
- CURRY K.J. and KIMBROUGH J.W., 1983 Septal structures in apothecial tissues of the Pezizaceae (Pezizales, Ascomycetes). *Mycologia* 75: 781-794.
- DARGENT R., TOUZE-SOULET J.M., RAMI J. and MONTANT C., 1982 -Cytochemical characterization of Golgi apparatus in some filamentous Fungi. Exp. Mycol. 6: 101-114.
- DELAY C., 1966 Etude de l'infrastructure de l'asque d'Ascobolus immersus Pers, pendant la maturation des spores. Ann. Sci. Nat., Bot. Biol. Vég. 12ème sèr., 7: 361-420.
- FURTADO J.S., 1971 The septal pore and other ultrastructural features of the Pyrenomycete Sordaria fimicola. Mycologia 63: 104-113.
- JANEX-FAVRE M.C., PARGUEY-LEDUC A. et RIOUSSET L., 1988 -L'ascocarpe hypogé d'une Terfez française (*Terfezia leptoderma* Tul., Tubérales, Discomycètes). Bull. Soc. Mycol. France 104: 145-178.
- JANEX-FAVRE M.C. et PARGUEY-LEDUC A., 1990 Les asques des Tuber (Discomycétes, Tubérales): particularités morphologiques et structurales. Atti del Secondo Congresso Internazionale sul Tartufo (Spoleto, 24/27 Novembre 1988): 111-120.
- KIMBROUGH J.W. and CURRY K.J., 1985 Septal ultrastructure in the Ascobolaceae (Pezizales, Discomycetes). Mycologia 77: 219-229.
- KIMBROUGH J.W. and CURRY K.J., 1986a Septal structures in apothecial tissues of the tribe Aleuriae in the Pyronemataceae (Pezizales, Ascomycetes). Mycologia 78: 407-417.
- KIMBROUGH J.W. and CURRY K.J., 1986b Septal structures in apothecial tissues of taxa in the tribes Scutellinieae and Sowerbyelleae (Pyronemataceae, Pezizales, Ascomycetes). Mycologia 78: 735-743.
- MOORE R.T. and Mc ALEAR J.M., 1963 Fine structure of Mycota. 4. The occurrence of the Golgi dictyosome in the Fungus *Neobulgaria pura* (Fr.) Petrak. J. Cell Biol. 16: 131-141.
- PARGUEY-LEDUC A., MONTANT C. et KULIFAJ M., 1985 Le stade apothécioïde de l'ascocarpe du Tuber melanosporum Vitt. (Truffe noire du Périgord). Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., sér. III, 301: 143-145.

- PARGUEY-LEDUC A., MONTANT C. et KULIFAJ M., 1987a Morphologie et structure de l'ascocarpe adulte du *Tuber melanosporum* Vitt. (Truffe noire du Périgord, Discomycètes). Cryptogamie, Mycol. 8: 173-202.
- PARGUEY-LEDUC A., JANEX-FAVRE M.C. et MONTANT C., 1987b Formation et évolution des ascospores de *Tuber melanosporum* (Truffe noire du Périgord, Discomycètes). *Canad. J. Bot.* 65: 1491-1503.
- PARGUEY-LEDUC A., JANEX-FAVRE M.C., MONTANT C. et KULIFAJ M., 1989 - Ontogénie et structure de l'ascocarpe du Tuber melanosporum Vitt. (Truffe noire du Périgord, Discomycètes). Bull. Soc. Mycol. France 105: 227-246.
- PARGUEY-LEDUC A., JANEX-FAVRE M.C. et MONTANT C., 1990 -L'ascocarpe du Tuber melanosporum Vitt. (Truffe noire du Périgord, Discomycètes): Structure de la glèbe. L Les veines fertiles. Atti del Secondo Congresso Internazionale sul Tartufo (Spoleto, 24 27 Novembre 1988): 101-109.
- SCANNERINI S., 1968 Setti con "corpi di Woronin" in "Tuber magnatum" Pico. Allionia 14: 63-76.
- SCHRANTZ J.P., 1965 Etude au microscope électronique de la localisation des pigments caroténoïdes chez un Discomycète: Ciliaria hirta (Schum.) Boudier. Rev. Cytol. Biol. Vég. 28: 31-34.
- SCHRANTZ J.P., 1971 Etude cytologique en microscopie optique et électronique de quelques Ascomycètes. III. Le cytoplasme. Rev. Cytol. Biol. Vég. 34: 1-48.
- SCHRANTZ J.P., 1979 Cytochimie et ultrastructure des parois mélanisées de l'Anthracobia maurilabra (Cooke) Boud. (Discomycète) naturel et en culture. Rev. Cytol. Biol. Vég., Bot. 2: 309-327.
- THIERY J.P., 1967 Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. J. Microscop. 6: 987-1018.